植物研究雑誌
J. Jpn. Bot.
71: 11–28 (1996)

シュロソウ・アオヤギソウ類の分布と変異

高田　順[a], 川野辺英昭[b]

[a]秋田県生涯学習センター　010　秋田市山王中島町 1 - 1
[b]秋田大学教育学部生物学教室　010　秋田市手形学園町 1 - 1

Distribution and variation of *Veratrum maackii* in Japan

Jhun TAKADA[a] and Hideaki KAWANOBE[b]

[a]Akita Prefectural Life-long Learning Center, Sanno Nakajimacho 1-1, Akita, 010 JAPAN;
[b]Biological Institute, Faculty of Education, Akita University, Tegata Gakuencho 1-1,
Akita, 010 JAPAN

(Received on December 21, 1994)

The writers made inquiries on the distribution of *Veratrum maackii* (Liliaceae) in Japan. They described morphological features of the species in every habitat. In the results, its leaf form inclines to be geo-cline in the direction from north to south and seems to be divided into two types, bordering on the line of 36–37° N latitude. They noticed that the length of bracteole was available for taxonomy of several forms of *Veratrum maackii.* The flower colors of *V. maackii* consisted of two groups, purple and yellow-green. The latter is distributed mainly in the middle and south areas of the Tohoku District. In the present research, several intermediate flower colors were found in outskirts, surrounding the above district. The rate of perfect and imperfect pollen grains varied between individuals and populations, but chromosome numbers were constant (n=8) in all cases examined. *Veratrum maackii* is distributed in various vegetations from seaside to subalpine meadows but does not occur in lower mountain zone of the Tohoku District. Based on the described facts, the writers proposed to divide *Veratrum maackii* into four varieties.

ユリ科シュロソウ属（*Veratrum*）シュロソウ節（Fuscoveratrum）には，アオヤギソウ・オオシュロソウ・タカネアオヤギソウなど *Veratrum maackii* と認められる植物が含まれ，本邦においては古くからよく研究されている分類群である．また我が国の一部地方では救荒食物として本種の根茎を食べる習慣があり，そのような記述もいろいろな方面で散見される．一方，大陸に分布する近縁種 *Veratrum nigrum* はヨーロッパにおいて薬効が知られ，その方面からの研究も行われてきた．

Fuscoveratrum 節の種ないしは種内の分類については有効な形態形質が少ないことからいろいろな考え方があり，グローバルなまとめをした Loesner (1926, 1927–1928) や Zimmermann (1961) にしても，東亜の産品を詳細に検討した中井 (1937 a, b)，日本国内の分類をまとめた清水 (1960)，北村ら (1964)，原 (1984) にしても，特に日本産のこれらの植物の種内の分類についての考え方は一様ではない．国内のものについて *Veratrum maackii* という一種にまとめることについては大方で一致しているものの，花色の異なるシュロソウ類とアオヤギソウ類についての考え方や高地産のタカネアオヤギソウ・タカネシュロソ

ウとより低地産のアオヤギソウ・オオシュロソウとの差異をどう評価するかについては多くの異見がある．

筆者の一人高田は秋田県男鹿半島におけるこれら植物の形態の変異や分布の特異性に注目し，その生態の一端を紹介した（1975, 1977）．この中で男鹿半島においてはこの植物の分布が著しく偏在すること，花色の変化は連続的で分類形質としては疑問であること，植生や環境との関係及び生活史など種生態についての観察を報告した．その後さらに研究を進め，青森県から熊本県に至る日本各地の生育地をつぶさに観察調査することができたので，シュロソウ・アオヤギソウ類について分布や形態の変異を中心に報告する．

調査地及び調査の方法

野外で開花している個体の外部形態を測定した．一つの生育地で20個体以上を標本数の目安としたが，この植物は個体群の大きさに比して開花個体が少ないのが通例で測定数が十分でない場合もあった．測定または観察をした生育地をTab. 1に示した．さらに全国各地の大学や博物館のハーバリウム及び個人所蔵の標本を閲覧して測定を行い，1,000を超える点数の測定値を得た．データは葉の形・花色・花序と苞の長さ・花梗と小苞の長さ・花径と花被片の幅・産地の緯度・海抜高度などである．

葉の形については最も外側の葉の葉身長・最大幅・葉柄長を測定し，葉身の長さと最大幅の比を出し，緯度を縦軸として図化した．測定値としては生育地ごとに，最小と最大・標準偏差・平均値を示した．測定数が少ない場合には＋で平均値のみを示した．最下花序の長さとその苞の長さ，花梗とそれにつく小苞の長さを測定して比較した．

花粉の稔性を検するにはコットンブルー染色が有効であると言われる．各地で採集したこの植物の生時の花粉についてコットンブルーで染色したところ，正常な花粉はすぐ青色に染まった．一つの花から作ったプレパラートについて200以上の花粉を数え，正常なものとそうでないものの数を出した．1花茎について5花を調べて平均し，花粉全体と完全花粉の比を百分率で示した．それぞれの生育地において10-40個体を調べ，4段階のヒストグラムで表した．また，つぼみの径が1.5 mmほどの幼いものから葯を取り出し，酢酸オルセインで染色し押しつぶし法で染色体数を観察した．一部は根端を用いた．

花色は大変複雑でパターン化が困難であるので，ほぼ完全な緑色，中間的であるが緑色が勝っているもの，逆に紫色が強いもの，ほぼ完全な紫色という4パターンに類型的に分けて記録した．以上からいくつかの形質を選びポリグラフを描いた．

結　果

I. 葉形

我が国における *Veratrum maackii*（または *V. nigrum* ssp. *maackii*）の葉形が多様であることは従来からよく知られていた．オオシュロソウ・シュロソウ・ホソバシュロソウのような種内分化が認識されてきたのはその葉形の変異によるところが大きい．従来は標本の検討により葉形を類型化した細かい分類が行われてきたが，清水（1960）は生育地での観察により同一岩壁上でも葉形の変異が大きいことを述べ，原（1984）は葉形が明らかにgeo-clineであることを述べた．筆者等はその変異の幅や不連続性の有無によって分類についての認識が異なってくるものと考え，クラインの実態を調査したものである．

葉は広楕円形のものから線形のものまであり，長楕円形のものがもっとも多い．この変化の様子は縮小率をほぼ同一にした標本写真（Fig. 1）によって明らかである．葉面には太い葉脈が多数縦走し，それらの間にしわがよって葉面が波打っていることも多い．基本的には葉身・葉柄・葉鞘からなる．葉形は葉の幅・葉柄の長さ・茎につく角度の大小などについて，年齢・開花の有無・微地形などによる変化が大きく，いずれの個体群においても複雑な葉形変異集団が形作られている．

この最外葉について野外で測定を行い，葉身長と葉幅の比の平均値を出し，緯度を縦軸として図化した（Fig. 2）．その結果北緯42° から37° 付近までは比の値は極めて近似し分散の度合も小さい．これは大小はあっても葉形としての大きな変化はないことを示す．葉の幅の平均値では4 cmから

Table 1. Localities of populations investigated

No.	Locality	Latitude	Altitude (m)	Data	Samples	Anthesis*	Vegetation
1	Kuwahatayama, AOMORI	41°23′	300	1987. 7.18	25	July 2nd	mountain meadow on limestone
2	Shiriya-akasaka, AOMORI	41 23	10	1987. 7.18	18	July 2nd	seaside forest margin
3	Tappizaki, AOMORI	41 15	50	1989. 7.20, 1983. 7.10	25	July 2nd	seaside meadow
4	Takanozaki, AOMORI	41 13	20	1989. 7.19, 1983. 7.10	27	July 2nd	*Tilia-Acer* forest
5	Ashigezaki, AOMORI	40 32	10	1984. 7. 7, 1994. 7. 9	25	July 1st	seaside meadow
6	Oohachinagareyama, AOMORI	40 27	50	1989. 7.21	20	July 1st	*Tilia-Acer* forest
7	Kuji-keiryu, IWATE	40 10	40	1984. 7. 8, 1994. 7.10	10	July 2nd	forest margin
8	Kumanohana, IWATE	39 50	50	1982. 8. 8	2	July 3rd	forest margin
9	Oobukuro, IWATE	39 17	100	1985. 8.11	2	Aug.1st	*Cryptomeria* forest margin
10	Sugozaki, AKITA	40 27	40	1977. 7.15	5	July 1st	*Tilia-Acer mono* forest
11	Hanawa ski-ground, AKITA	40 12	500	1977. 6.26, 1985. 8. 5	4	July 3rd	*Miscanthus sinensis* meadow
12	Kitaiso, AKITA	40 00	60	1984. 6.17–1988. 6.26	25	June 3rd	*Quercus crispula* forest
13	Kanagasaki, AKITA	39 56	60	1984. 6.17	6	June 3rd	*Acer mono* forest
14	Oga-honzan, AKITA	39 55	600	1976. 7.16	6	July 1st	mountain meadow
15	Monzen, AKITA	39 52	100	1974. 7.10–1988. 6.26	34	June 2nd	*Quercus-Fagus* forest
16	Yakushidake, AKITA	39 34	1200	1988. 7.27	11	July 3rd	subalpine meadow
17	Kitanomata, AKITA	39 23	300	1988. 8. 2	20	July 3rd	*Acer-Quercus serrata* forest
18	Rokugo-kuromoriyama, AKITA	39 23	600	1977. 7.14	3	July 2nd	*Fagus crenata* forest margin
19	Okugasawa, AKITA	39 19	100	1983. 9.18, 1987. 8.19	6	July 3rd	*Zelkova serrata* forest
20	Tobishima, YAMAGATA	39 12	50	1986. 7.21	36	July 3rd	*Miscanthus sinensis* meadow
21	Kinpouzan, YAMAGATA	38 40	100	1983. 7.16, 1987. 7.28	26	July 2nd	*Cryptomeria* forest
22	Hanzo peninsula, MIYAGI	39 52	40	1985. 7.21	4	July 3rd	*Cryptomeria* forest margin
23	Utatsuzaki & Tatezaki, MIYAGI	38 41	40	1985. 7.20	6	July 3rd	Pinus artificial forest
24	Kitazakai-kanayama, MIYAGI	39 20	20	1985. 7.20	4	July 3rd	*Cryptomeria* forest
25	Toraiwa, MIYAGI	38 00	270	1983. 8. 6	3	Aug.1st	*Zelkova serrata* forest
26	Komachi spa, FUKUSHIMA	37 18	450	1983. 7.30, 1991. 8.25	1	Aug.1st	*Quercus serrata* forest
27	Sado-nyukawa, NIIGATA	38 10	60	1986. 7.29	3	Aug.1st	forest margin
28	Sado-umakubigawa, NIIGATA	38 07	150	1986. 7.28	6	Aug.1st	*Miscanthus sinensis* meadow
29	Sado-kuchigawa, NIIGATA	38 02	100	1986. 7.30	12	July 3rd	*Acer-Quercus serrata* forest
30	Yahiko, NIIGATA	37 42	100	1988. 8. 8	15	Aug.1st	*Tilia-Acer mono* forest
31	Uchigamaki, NIIGATA	37 20	200	1988. 8. 9	5	Aug.2nd	*Cryptomeria* forest
32	Kuragadake, ISHIKAWA	36 27	350	1992. 8. 3	18	Aug.1st	forest margin & *Sasa* meadow
33	Nasu-sekiya, TOCHIGI	36 52	500	1985. 7.29, 1991. 8.24	4	Aug.1st	*Quercus-Castanea* forest
34	Akagi-jizoudake, GUNMA	36 32	1650	1991. 8. 4	10	Aug.1st	mountain meadow
35	Tenmokuzan, GUNMA	36 28	1200	1991. 8. 3	20	Aug.2nd	forest margin
36	Azumayama, GUNMA	36 25	470	1991. 8. 4	10	Aug.1st	*Sasa* meadow
37	Gyouminesan, SAITAMA	36 06	1000	1991. 8. 2	10	Aug.2nd	*Castanea-Quercus* forest
38	Futagodake, SAITAMA	36 04	1100	1991. 8. 2	20	Aug.1st	limestone mountain
39	Yokohama-shinjicho, KANAGAWA	35 30	40	1991. 8.23	18	Aug.3rd	*Quercus acuta-Q. se.* forest
40	Yokohama-mihocho, KANAGAWA	35 30	50	1991. 8.23	15	Aug.3rd	forest margin
41	Nyugawa-niibari, GIFU	36 10	600	1992. 8. 5	23	July 3rd	forest margin
42	Hirugano, GIFU	36 00	900	1992. 8. 4	20	Aug.1st	wet meadow
43	Ibukiyama, SHIGA	35 25	1300	1992. 8. 4	15	Aug.1st	mountain meadow
44	Shinnyuzan, HIROSHIMA	34 45	900	1989. 8.15	15	Aug.2nd	*Miscanthus sinensis* meadow
45	Minamiogunimachi, KUMAMOTO	33 05	1000	1989. 8.13	25	Aug.2nd	*Miscanthus sinensis* meadow
46	Asomachi, KUMAMOTO	33 00	1000	1989. 8.13	26	Aug.2nd	*Pleioblastus* meadow
47	Ichinomiyamachi, KUMAMOTO	32 52	1000	1989. 8.13	10	Aug.2nd	*Pleioblastus* meadow
48	Kuma-shiraiwato, KUMAMOTO	32 20	450	1989. 9.10	15	Sep. 2nd	limestone mountain

*Anthesis 1st (2nd, 3rd): the first (second, third) ten days of a month.

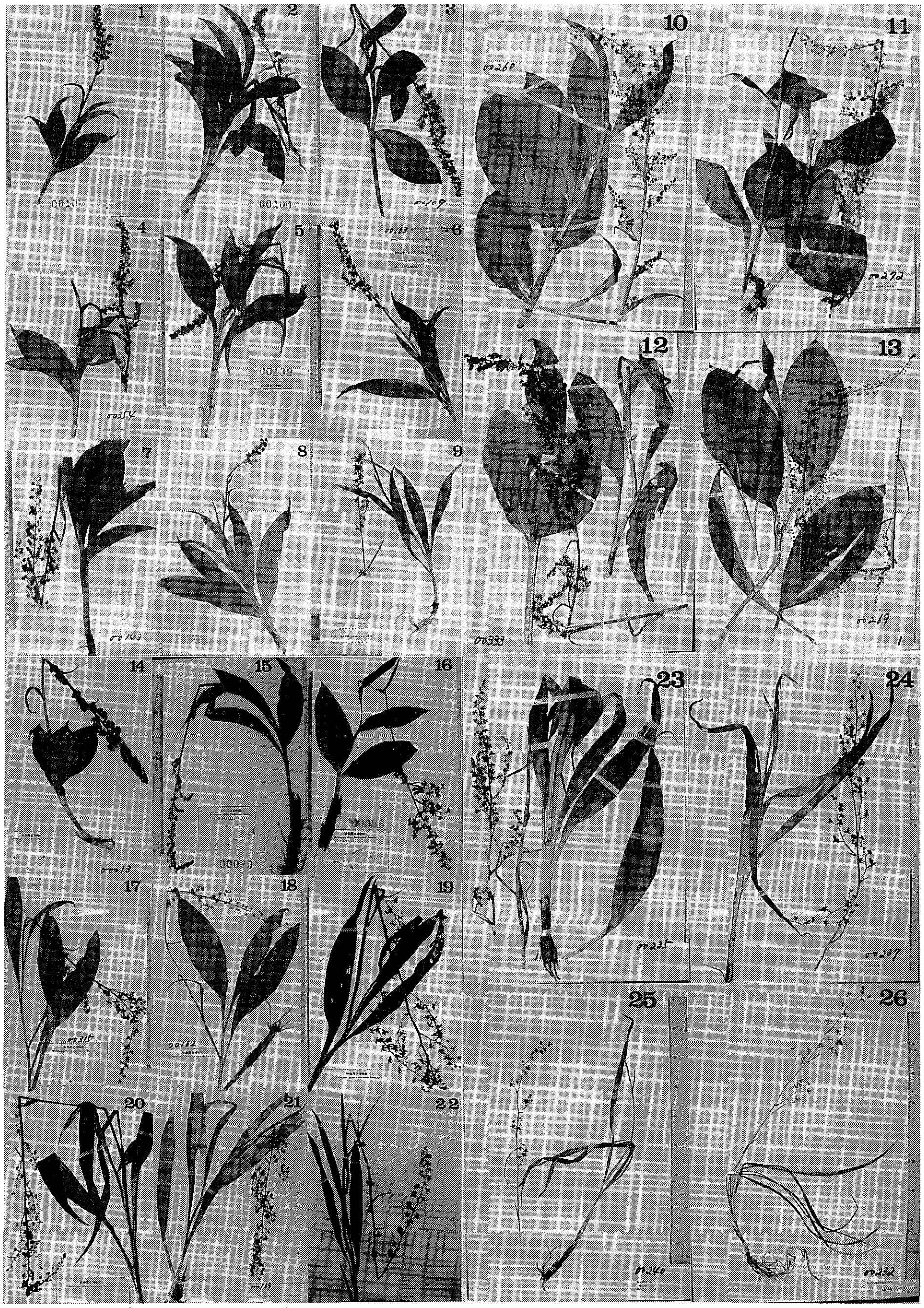


Fig. 1. Geographical variation of *Veratrum maackii* in Japan. 1 – 2. Hachimantai (AKITA). 3. Moriyoshiyama (AKITA). 4. Yakushidake (AKITA). 5. Hubosan (MIYAGI). 6. Akanagiyama (TOCHIGI). 7. Sumondake (NIIGATA). 8. Nasusan (TOCHIGI). 9. Naebayama (NIIGATA). 10. Amidagawa (AOMORI). 11. Kitanomata (AKITA). 12. Hanawa (AKITA). 13. Kinpozan (YAMAGATA). 14. Kuwahatayama (AOMORI). 15. Ashigezaki (AOMORI). 16. Kujikeiryu (IWATE). 17. Utatsuzaki (MIYAGI). 18. Shiobara (TOCHIGI). 19. Yokohama (KANAGAWA). 20. Tenmokuzan (GUNMA). 21. Kayagadake (YAMANASHI). 22. Hirugano (GIFU). 23. Ichinomiya (KUMAMOTO). 24. Asomachi (KUMAMOTO). 25. Minamioguni (KUMAMOTO). 26. Kumamura (KUMAMOTO).

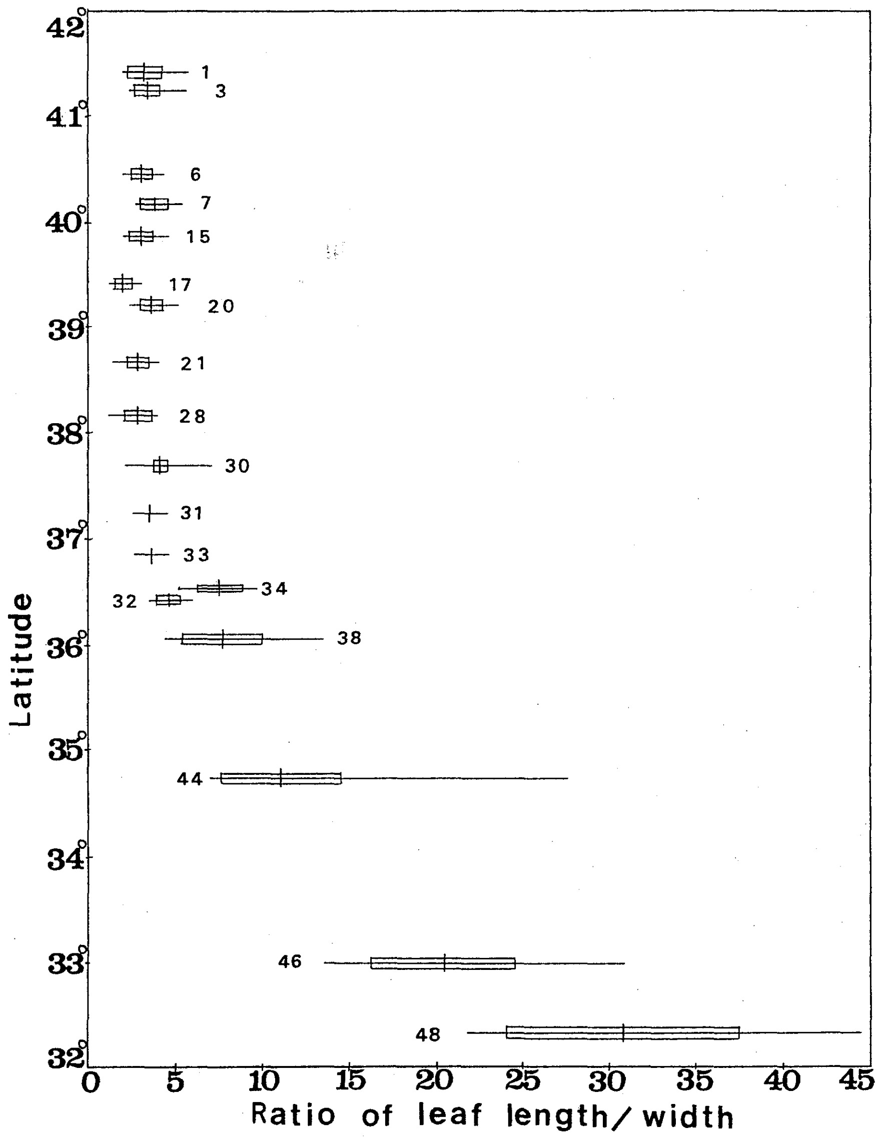


Fig. 2. Population variation in the ratio of leaf length／leaf width in *Veratrum maackii* in Japan. Locality numbers correspond to those appearing in Table 1.

11 cm に及ぶ隔たりがあるので，幅の狭い葉は長さも短いことになる．東北地方における葉長は20-30 cm であることが多い．標本写真の No. 10-13は大きい葉の例であり No. 14-17は小さい葉の例と言える．林内のものは大きく，草地のものは相似的に小さくなる傾向がある．また東日本の日本海側にくらべて太平洋側では葉の幅が狭くなる傾向がある．個体群の平均値で比べると太平洋側15ヶ所の平均が4.6 cm，日本海側16ヶ所の平均が8.2 cm と明らかに差を示すことができる．一方，関東から九州に至る地域の個体群においては比の値は急激に大きくなっている．これは南下するほど葉が著しく狭くなり，少しずつではあるが葉長が長くなるためである（Fig. 1，19-26）．葉は狭い

もので幅が0.5 cm，長さは時に50 cmを超えることもある．これらはいわゆる低地型の葉形である．

また東北地方の亜高山に生ずるタカネアオヤギソウと言われる分類群（Fig. 1，1－9）の葉形については，特徴的であると言われながらその具体的な姿は明らかでない．葉の幅についてはその生育地の緯度における変異の範囲内と考えられるし，強いて言えば葉長が低地産のものよりやや短く根生葉状であるという程度である．亜高山帯の風衝草原に生じるが，青森県竜飛海岸や下北半島桑畑山（Fig. 1，14）の石灰岩地帯に産するものと葉形では全く類似するものである．葉身の長さと幅の生育地ごとの平均値を比すると，低地産のものと高地産のものとは多少は分離しているが葉形としては連続的と言える．Fig. 2から判断されるように，葉形は関東付近で南北の二大別が可能と考えられる．至仏山・北岳などのものは蛇紋岩のような特殊な岩石地帯に出現する極端に貧養なタイプと判断される．

II. 花部について

(1) 花序と苞，花と小苞

花序は基本的には複総状花序であるが，花序側枝の数や大きさの変化は極めて大きい．大形で草高が1.9 mもあるアオヤギソウの例では花序全体の長さが120 cmもあり，側花序数も15個に達する．それに対してホソバシュロソウやタカネシュロソウの小形のものでは殆ど単総状花序の状態を示す．これらの小さな個体を栄養状態のよい環境で栽培した場合にどの程度変化するかはまだ十分なデータはない．しかし，九州球磨村白岩戸産のホソバシュロソウは栽培6年目の開花時点でも目立った変化は確認していない．また，前記の大きな個体（山形県金峰山産）を栽培したところでは3年で他と余り変わらない1 m前後の草高や花序状態に変化した．各花序には多数の花を付けるが，開花する順序は決まっており，早く開花する頂生花序を中心として結実する．花序全体としては雑居性であり雄性雌雄同株である．

V. maackii においては一つ一つの花序の下に苞があり，個々の花にも小苞がある．この苞や小苞の形態にも地方によって差異があり，そこに分類的な形質としての価値を認める考え方もある．タカネアオヤギソウ *V. longebracteatum* の原記載（Takeda 1910）を注意深く読み取ると，頂生花序の下方の苞と小花柄の長さの比較をメルクマールとしているかのように表現されている．しかしその特徴はその後の引用に当って最下花序の苞とされたり，花梗の小苞とされたりして混乱がみられた．東北地方高山のタカネアオヤギソウの群生地において最下花序の長さとその苞の長さを比較してみると苞が長い方がやや多いという結果になる．しかしこれも個々の花茎についてくわしく見ると苞が長いのではなく，風衝のためか最下花序の発達が悪い場合も多い．そしてほぼ似た形状は竜飛岬のような海岸草原の個体群でもよく見られる．一方山形県金峰山の個体群のように低地の群生地でありながら苞が長く，その長さも通常のものを遥かに超す場合も見られる．例えば最下花序の長さが7，13，14 cmで，それにつく苞の長さが23，21，28 cmとなるなどである．以上から考えると最下花序の長さとその苞の長さとの比較は種内分類に際しても分類のメルクマールと考えるよりは外囲環境の直接の反映と見るほうがより適切と考えられる．

花梗の基部につく小苞の長さは花序全体の中では，側花序のものは短く，頂生花序のものは長い．同じ頂生花序内でも下方の花梗につくものほど長くなるのが一般的であり，時には異常に長い場合もある．この点に留意しながら中位のものを測定すると個体群ごとの小苞の変異の幅は小さく，最短で1 mmほど最長でも10 mm以下に過ぎず，大部分のものは3.0–5.5 mmの範囲に収まる．一方，花梗長は北方では太短く5－7 mm程度，南方では細長く10-14 mmほどとなり，全国の測定値では2－21 mmと変化が大きく，南北での地理的変異が明らかに認められる．これは従来からvar. *japonicum* とvar. *maackii* の相違点とされてきたことである．しかし，タカネアオヤギソウといわれる東北地方亜高山産の分類群については明らかに様相が異なっている．例を挙げると，奥羽山脈薬師岳薬師平（1,200 m）のムツノガリヤス草原に生じる個体群はその生育状況や形態は東北裏日本高山の標準的なものであるが，これを現地で測定した値では，花梗の長さの平均が4.3 mm，そ

れにつく小苞が7.1 mmとなり圧倒的に小苞が長い. 他の高山の測定でも多少の出入りはあるが, 低地産にくらべると花梗の長さは近似しているが小苞は長く, 平均しては花梗と同長ないしは花梗より長いと言える. その様子は**Fig. 3**のグラフにもよく現れており, 花梗長の水平分布の変化と同様に小苞長の垂直分布上の変化は大きいと言うことができる.

花径の大小や花被片の幅については地域個体群との明確な結び付きは見い出されていない. また, 従来タカネアオヤギソウのメルクマールとされてきた花被が斜上する開き方はその傾向があるという程度にとどまる. 花被の中心部の腺といわれる光沢のある部分は東北地方のタカネアオヤギソウでは紫色になることが多いが, 純粋の黄緑色花も稀ではなく単純な状態ではない.

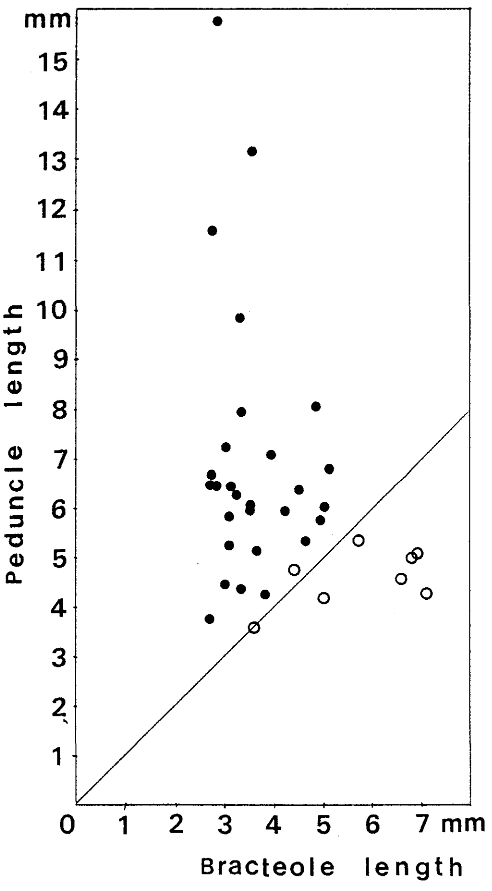


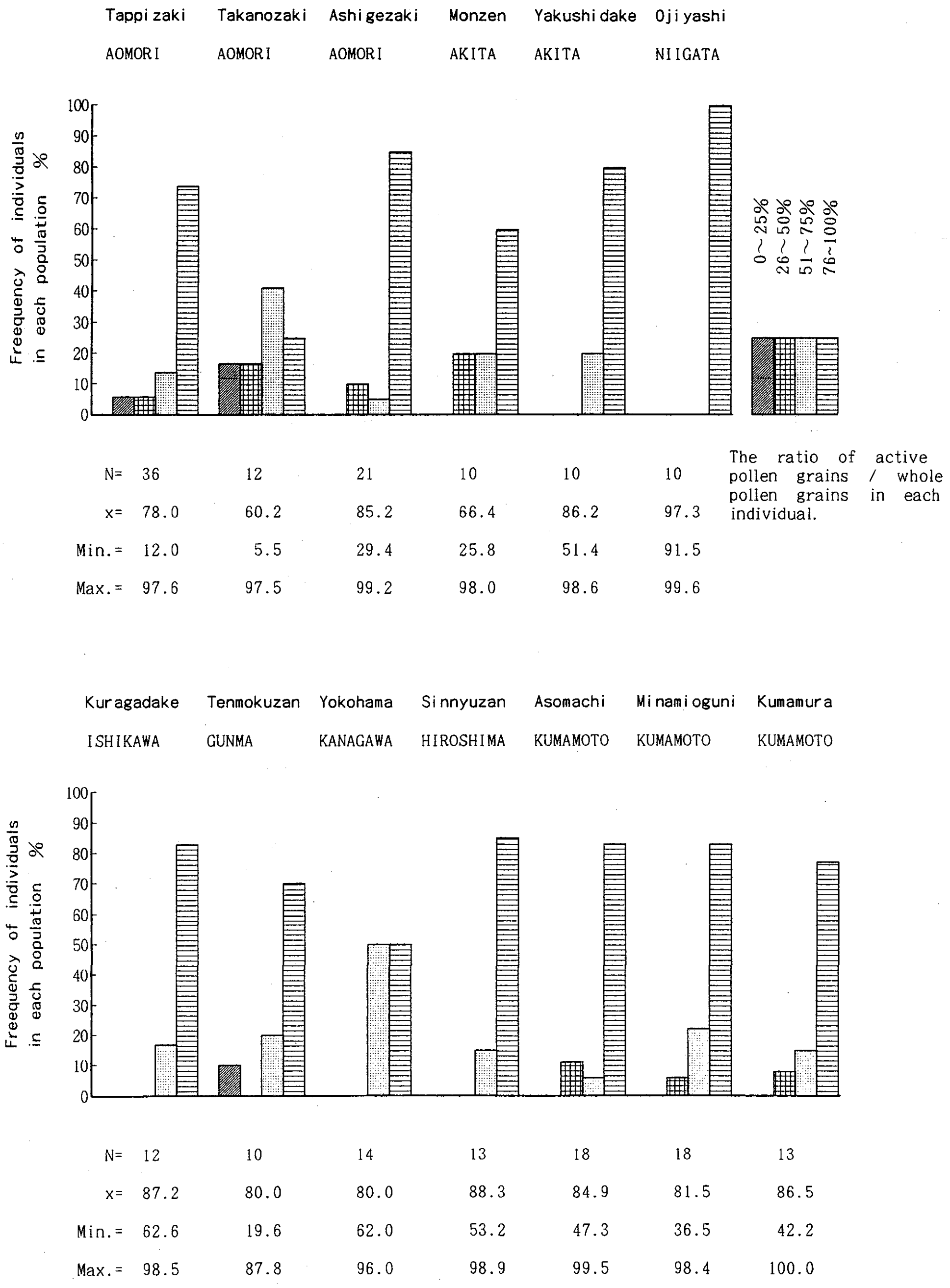
Fig. 3. Scatter diagram showing the relationship of peduncle length and bracteole length. ●: Mean value from lowland area. ○: Mean value from highland area.

(2) 花粉稔性と染色体

V. maackii は6雄ずいで葯は外側に向かって裂開し, 黄色の花粉を放出する. 生時における花粉についてコットンブルー染色を試みると, 正常な花粉はすぐ青色に染まるが, 中には形がいびつで全く染まらないもの, 即ち内容物の入っていない稔性のない花粉もみられた (**Fig. 5**, left).

大部分の花茎では80-90%以上が正常な花粉であったが, 中には少数ながら10-40%しか完全花粉のない個体もあった. さらに場所によっては完全花粉の度合の極めて低い個体が多く見られる産地もあった. 一つの個体群から20個体前後の花茎を選び各々の完全花粉の比率を調べてヒストグラムを作成して示したのが**Fig. 4**である. 青森県高野崎の平均が60.2%, 秋田県男鹿半島門前が66.4%であるが, 前者は紫色花系の均一集団, 後者はほぼ完全な黄緑色花系集団であり, 花色と花粉稔性との直接的な関連性は薄いと判断される. 完全花粉の比率の大小が直接的に果実の生産に反映しているようにも見られず, 栄養体繁殖に影響しているような観察も得ていない. 測定した中で最も比率の高いのは新潟県小千谷市個体群の97.3%であった. それゆえ花粉の稔性は大変不揃いな状況と言うことができる. また高野崎や男鹿北磯では花粉形成が十分行われていない個体が発見されることもあり, 細胞遺伝の上から何らかの問題があることは推測できる.

Veratrum の染色体数については Matsuura and Sato (1935), 徳本 (1940), Sato (1942) などの報告があり, *V. maackii, V. longe bracteatum* ともにn＝8または2n＝16が知られている. 筆者は野外で採取した株を地植えしておき, 開花前の小さなつぼみを用いて花粉母細胞の染色体を観察した. 午前10時前に採取すること, 直径1.5 mmほどの幼いつぼみが適すること, ちょうど分裂状態が見られるのは一つの花序でも前後1－3個だけであることなどを知ることができた. つぼみが大変小さな段階でも花粉核が4分しており, その僅か前でも分裂に入っていないというきつい条件である



	Tappizaki AOMORI	Takanozaki AOMORI	Ashigezaki AOMORI	Monzen AKITA	Yakushidake AKITA	Ojiyashi NIIGATA
N=	36	12	21	10	10	10
x=	78.0	60.2	85.2	66.4	86.2	97.3
Min.=	12.0	5.5	29.4	25.8	51.4	91.5
Max.=	97.6	97.5	99.2	98.0	98.6	99.6

	Kuragadake ISHIKAWA	Tenmokuzan GUNMA	Yokohama KANAGAWA	Sinnyuzan HIROSHIMA	Asomachi KUMAMOTO	Minamioguni KUMAMOTO	Kumamura KUMAMOTO
N=	12	10	14	13	18	18	13
x=	87.2	80.0	80.0	88.3	84.9	81.5	86.5
Min.=	62.6	19.6	62.0	53.2	47.3	36.5	42.2
Max.=	98.5	87.8	96.0	98.9	99.5	98.4	100.0

Fig. 4. Ratio (active pollen grains／whole pollen grains) of individuals in each population.

が，花の咲く順序が決まっているので別の意味では確実な分裂状態を入手しやすいと言ってよい．n＝8はFig. 5 (right, 南三陸産アオヤギソウ) に示す通りで，葉形が極めて特異な熊本県球磨村産のものを含めて観察したすべてにおいて数の変化はなかった．根端細胞による観察でも2n＝16を確認することができた．また，田口 (1994 MS) が核型の分析を行っているが染色体が小さく十分

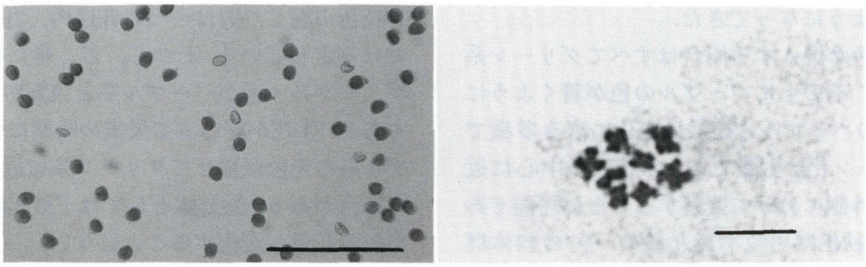


Fig. 5. Pollen grains of *Veratrum maackii* from Minamisanriku stained with cotton-blue. Scale bar: 0.05 mm (left). Chromosomes of *V. maackii* from Minamisanriku (right). Scale bar: 5 μ.

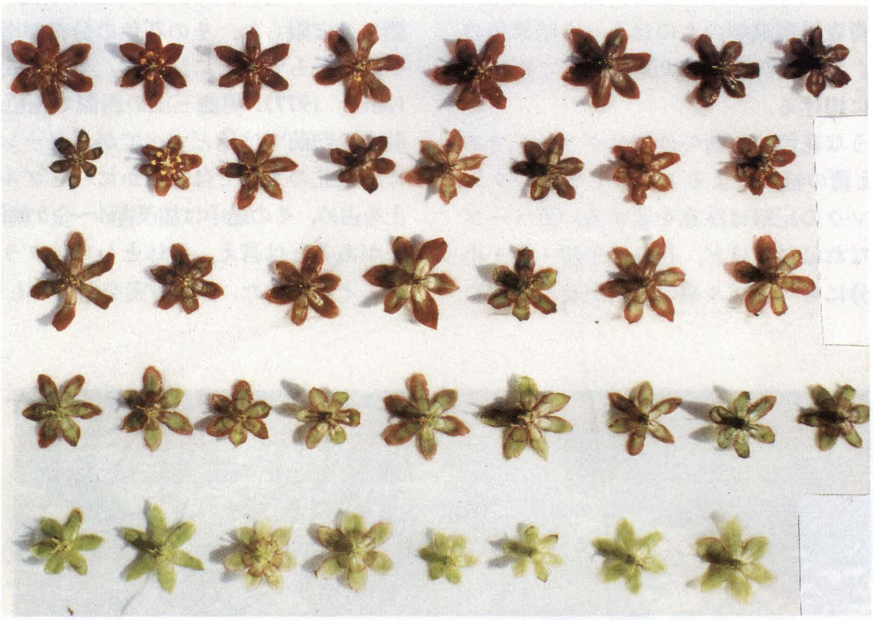


Fig. 6. Intrapopulation variation in flower color of *Veratrum maackii* from Kitaiso, Oga Peninsula, Akita, northern Japan.

な結論に至っていない．

III. 花色について

(1) 花被の色の変異

日本国内の *V. maackii* の花色が黄緑色花系（グリーンと略称する）と暗紫褐色花系（パープルと略称する）の2種類あることは古くから知られており，それぞれにアオヤギソウとシュロソウの和名が与えられ，葉や生育地の違いなどから，ヒロハアオヤギソウ・ホソベンアオヤギソウ・タカネアオヤギソウ・オオシュロソウ・ホソバシュロソウ・タカネシュロソウなど多くの種内分類名で整理されてきた．その一方でグリーン花とパープル花の中間的な花色の個体がよく見られることについても気付かれるようになり，最近は分類書にも

記載されるようになってきた.

花被片の色が混入する場合はすべてグリーン系を基本とし，その上にパープルの色が着くように見える. そのパープルの模様は変化に富み多様である. パターン化は困難であるが花被の中心に近い方とその外側に分けて観察することは可能である. Fig. 6は秋田県男鹿半島北磯の一つの個体群から採集した多数の花茎から一花ずつとって定性的に並べたものである. 写真で見る通り北磯はグリーン系とパープル系が混在しており，その割合も半々に近く，中間的な花色も色々な程度のものがみられる. 最もパープルな花色でも色が全体的に薄く，これに比するとより北方の秋田県岩館やさらに北の青森県竜飛岬のものはもっと暗紫色の傾向が強い. これらの花色の状況について観察した事実を次に掲げる.

①どのような花色でも蕾の外側はグリーンである. それゆえ蕾の標本によるアオヤギソウやタカネアオヤギソウの記録は注意を要する. ②パープル系が濃くなればなるほど，花糸・子房・葯・小苞など他部分にもパープル系の色素が及んでゆく. ③花色の混じり方は一つの花序内，花茎内，株内では安定している. しかし，ごく稀に頂生花序がグリーン系・他がパープル系と色調が異なる場合もある. ④花が終わって果実の時期になるとパープル系の花色が褪せてグリーン系に近くなってゆく場合がある. ⑤全体としては十数年栽培しても当初の花色が変化することはない.

(2) 花色の分布

秋田県男鹿半島の門前や北磯，青森県葦毛崎には1ヶ所で1,000株をこすと思われる大きな群生地が見られる (Fig. 7). 筆者は男鹿半島に多産するこの植物の花色のあり様を詳細に調べ，この種の分布が半島の西部山地（主峰本山756 m）の海側にほぼ限られ，その花色の分布が南北で明らかな差異をもつことに気付き，その概要を発表した（高田 1977). 男鹿三山の西側で花色を調べると最南の門前では殆どすべてがグリーン系であるのに，最北の北磯では明らかにパープル系が半数以上を占め，その途中は加茂青砂〜金ケ崎付近にギャップがあるとは言え，全体としてはクライナルであることを述べた. この事実を発端としてさらに北

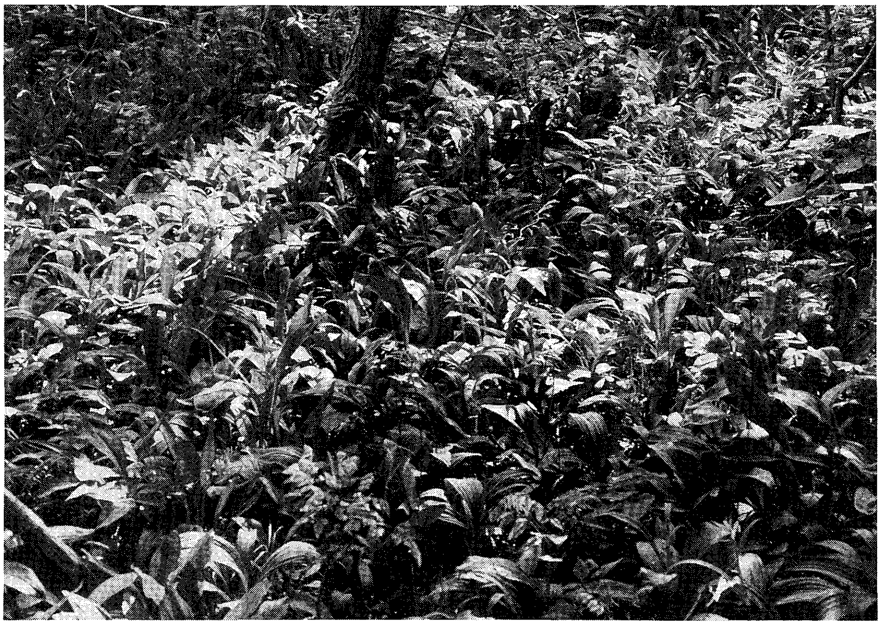


Fig. 7. Spring view of *Veratrum maackii* population in Kitaiso, Oga Peninsula, Akita, northern Japan.

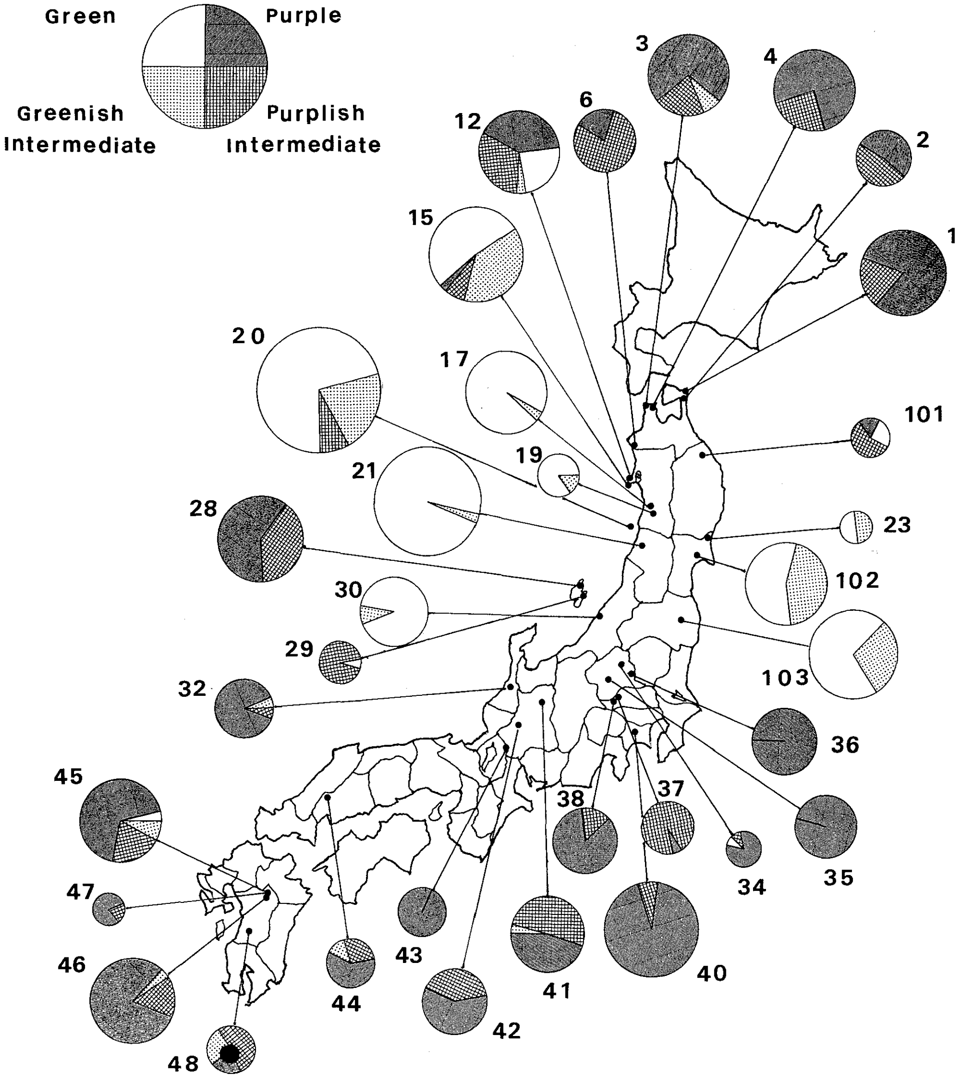


Fig. 8. Pie charts of flower color composition in each population of *Veratrum maackii* in Japan. Locality numbers correspond to those appearing in Table 1. No. 101. IWATE. No. 102. MIYAGI. No. 103. FUKUSHIMA.

の津軽半島や下北半島，南方の関東・中部から九州へと調査を進め，花色の分布図を作成した．この際には男鹿半島の場合と同様に花色の変異を定性的に4段階に分け，純粋グリーン・中間的グリーン・中間的パープル・純粋パープルとし，各個体群の花色の構成を円グラフの形でまとめた（Fig. 8).

V. maackii の花色は東北地方の北緯40度線付近（秋田県と岩手県の中央部）よりも南方はグリーン系で占められ，パープル系の個体はほぼ全く出現しない．この状況は山形県・宮城県の全域を含み，福島県・新潟県下越地方の全域をカバーしている．関東地方でも栃木県の東部はほぼ含まれると考えられる．明らかなパープル系の個体群が出

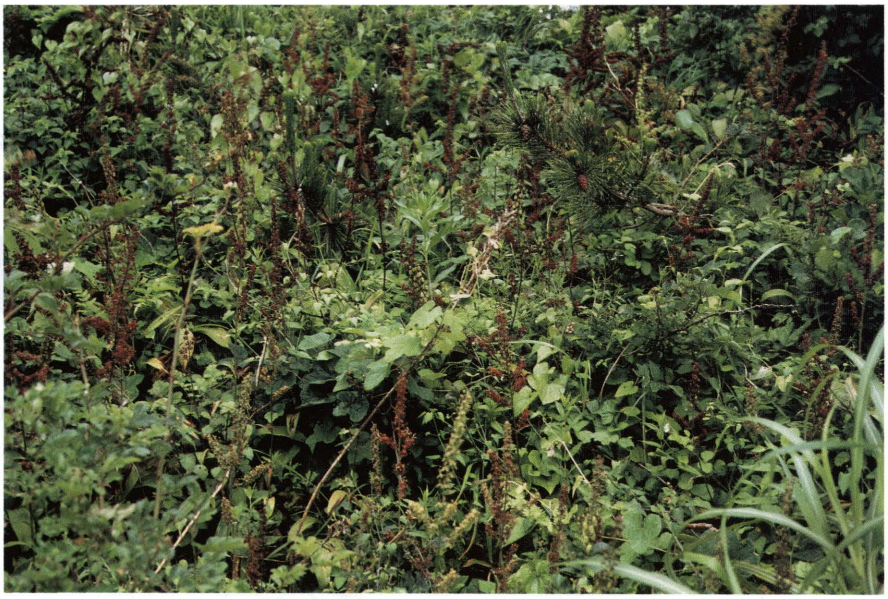


Fig. 9. *Veratrum maackii* in the seaside meadow of Ashigazaki, Aomori, northern Japan.

現するのは日本海側では新潟県小千谷市付近，太平洋側では千葉県南部・群馬県桐生市に至ってのこととなる．パープル系を西側からの一連の分布と見做すと，このあたりでほぼ直線的に切れることが明白となる．

東北地方においてこの種類は群生することが多く，一つの個体群が多くの個体を含む．それらの個々の生育地における花色の構成は多様であり，純粋なグリーン系から純粋なパープル系までの間の様々な程度の中間花色を網羅する男鹿北磯や青森葦毛崎（Fig. 9）のような場所もあるが，全くと言っていいほどパープル系の色素を見ない秋田県本荘市北の股のような産地もある．東北地方中部では花色は100％近くグリーン系であり，この範囲の北端に位置する男鹿半島門前ではわずか数％のパープル系個体が混じるだけの集団となる．東北地方中南部においては純粋なパープル花のみならずパープル系を混入した中間的な花色のものを含めて殆ど出現しないという安定したグリーン集団が広い地域に亘って存在している．文献や各ハーバリウムの標本を総合すれば，このグリーン集団は新潟以南を日本海沿いに点々としているが，その南限についての確実な記録はない．

花色は東北地方においては太平洋側も日本海側と同様にグリーン系であるが，関東地方の群馬・埼玉・千葉・神奈川の各県ではすべてがパープル系となる．日光霧降高原の北東35 kmにある栃木県塩原関谷（alt. 500 m）は筆者の知る限りでは純粋なグリーン系集団の南限となる．逆に日光の南西42 kmの群馬県桐生市吾妻山（alt. 470 m）は全くのパープル集団である．その中間となる霧降高原では両方の花色が顕著に混在し，男鹿北磯に近い状態を呈する．これは東北地方を中心とした大きなグリーン域の南端でパープル系と接触している場所とも考えることができる．また富士山周辺には明らかなグリーン系集団が存在すると言われるが，未調査である．それより南下すると太平洋側のグリーン系集団の確かな記録は存在しない．

一方，秋田県北部及び岩手県の岩泉・安家・久慈以北の地方ではパープル系集団が出現し，グリーン花色は殆ど見ることがなくなる．ただ全く皆無なのではなく明らかなパープル集団の中にグリーン系の花茎が1，2本存在したりするという程度

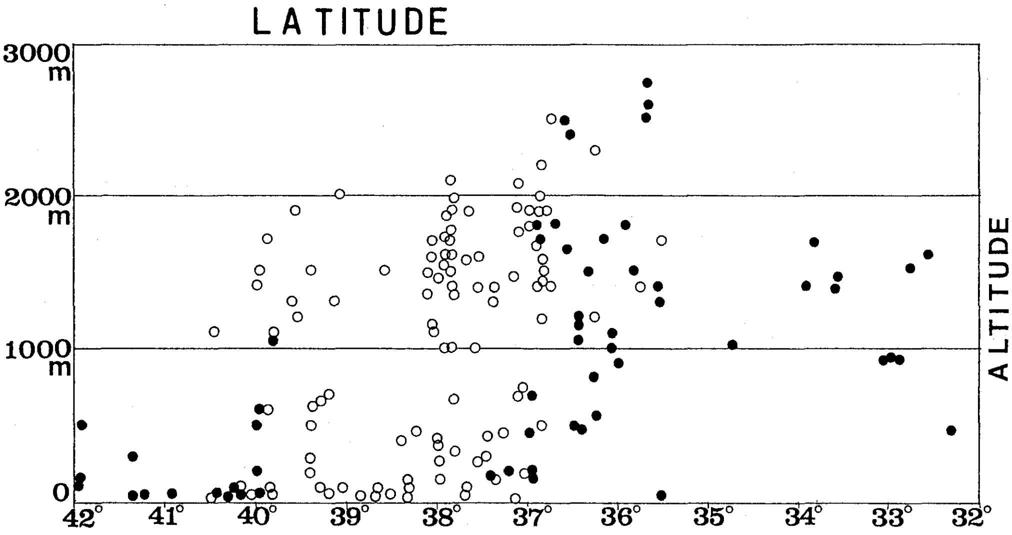


Fig. 10. Vertical and horizontal distribution of *Veratrum maackii* in Japan. ○: Yellow-green flower. ●: Purple flower.

となる．北海道の道南地方でも関東や中部以南においても同様な事実が見られる．四国の報告をした山中（1969）も同じような記述をしているし，筆者らも群馬県赤城地蔵岳や熊本県阿蘇高原において全くのパープル集団の中に完全なグリーン個体を発見している．また佐渡は全域にパープル系集団が分布しているが，小佐渡の久知川沿いではすべての個体がかなり中間的であり，なかには完全にアオヤギソウと同定できる個体も出現するなど，離島の中でも花色は斉一ではない．花色の分布量は反対となるが，アオヤギソウが多産する山形県飛島のような小さな島でも似たような状態がみられる．

これら花色の分布の様子は Fig. 8 のようにまとめることができる．この図では花色の全体像を観察した印象に添う形で表現することができ，その結果花色という形質の分布が生態的なものよりも地史的な原因によるものとの想像を生ぜしめる．これは原（1984）の言うようにゲンノショウコの花色と厳密な意味で似ているとは言い難いし，山中（1969）の分布2系統論はアオヤギソウ類を含む全体的な考えには至っていない．分布についての推論としては色々な考えが可能であるが，朝鮮半島を初めとして大陸の様子がよく分からないのでその解釈についてはひとまず置くこととし，筆者の考えについては後で触れることにする．このように花色の分布状態と前述した栄養器官のクラインが並行的でないので，種内変異の様子が複雑になっていると言える．花の色素の同定や定量も試みている（川野辺 1984, 1985）がこれらについてはいずれ稿を改める予定である．

IV. 分布と分類

(1) 分布と環境

低地における *V. maackii* の花色の変化は前述の通りであるが，東北地方の標高1,000 m 付近からはタカネアオヤギソウが現れ始める．八甲田山などの青森県の諸山には知られていないが（上野 1991），奥羽山脈北部の秋田県白地山（1,130 m）から南の東北地方では全ての高山に分布すると言ってよいほどの常在的な種で分布量も多い．チシマザサ草原の縁や広葉～風衝草原にごく普通に分布する．吾妻山・磐梯山・飯豊山・岩手山などは原記載でも引用された産地である．東北地方の広いアオヤギソウ分布域は垂直分布上からはブナ林域によって二分され，低地と亜高山域にわかれて別々の生態的地位を持つように見える．男鹿半島でも

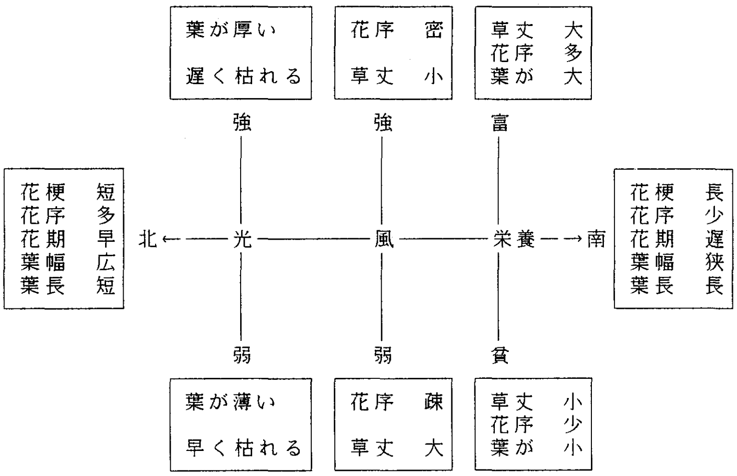


Fig. 11.　形態的形質と生育環境との関係.

ブナ林の標徴種であるヒメアオキやハイイヌガヤとの異所性が観察されている．日光より南方では多雪地帯を除くと低地から2,000 m以上の海抜高度までに草地植生を中心として断片的ながら随所にパープル系の個体群が現れる．低地型と高地型の区別は明瞭でなくなり，グリーン系個体群は立山・白馬岳・雪倉岳・白山などの最高部に僅かに生ずるのみとなる．パープル系個体群は関東以南では垂直分布上やや連続的で，四国ではこの種は海抜高度50 mほどから1,900 mに至るまで，九州でも球磨村白岩戸（300 m）から宮崎県五葉岳（1,500 m）までの分布が知られている．これらはゾーンとしての単純ブナ林を欠くことと関係があるものと思われる．この花色を考慮にいれて海抜高度が明らかである標本から分布図を作成すると**Fig.** 10のようになり，北本州の800 m前後のブナ林域を中心として分布の空白帯を指摘することができる．

さて，この全国の*V. maackii*の低地における分布に南北の地理的傾斜の状態を加え，さらに環境条件による変化を加味すると**Fig.** 11のような概念図を考えることができる．栄養は土壌条件，特に石灰岩や蛇紋岩のような（超）塩基性岩であるか，中性岩であるかの違い，風と光は林内生であるか草地生であるかの差と考えてよい．それゆえ，青森県竜飛岬のオオシュロソウは北方性・富養性・草地性のパープル花である．これの貧養型が下北半島桑畑山であり，高地産のグリーン花は鳥海山などのいわゆるタカネアオヤギソウと考えればよい．一方，北方性・富養性・林内性のパープル集団は青森県高野崎や秋田県須郷崎海岸のミズナラ林やシナノキ・エゾイタヤ林内のものと考えられ，そのグリーン花系は秋田県本荘市北の股や山形県金峰山におけるコナラ林内の個体群である．これらは土壌が乾燥に傾いたり，緯度が下がってくるに従って葉の幅が狭く草丈が低くなる傾向がある．岐阜県蛭ケ野高原・広島県深入山・熊本県阿蘇山などのものはホソバシュロソウ型のものであるが，南方性・富養性・草地性のものであり，熊本県球磨村白岩戸は貧養性・林内性で葉がより細く長く，草丈は小さく，花期は9月中旬であり著しく遅いという特性を持つようになる．

これらの外部形態をポリグラフの形にまとめると**Fig.** 12のようになる．図においては，上向きに葉長，右向きに葉幅，下向きに小苞長，左向きに花梗長をとり四角形で表している．東北日本のものは右側が突出しており，西南日本のものは左が出てくる．高地のものは下方に長くなり，全体としてはクライナルであるにしても従来から言われている特徴が図示されていると言える．一つ一

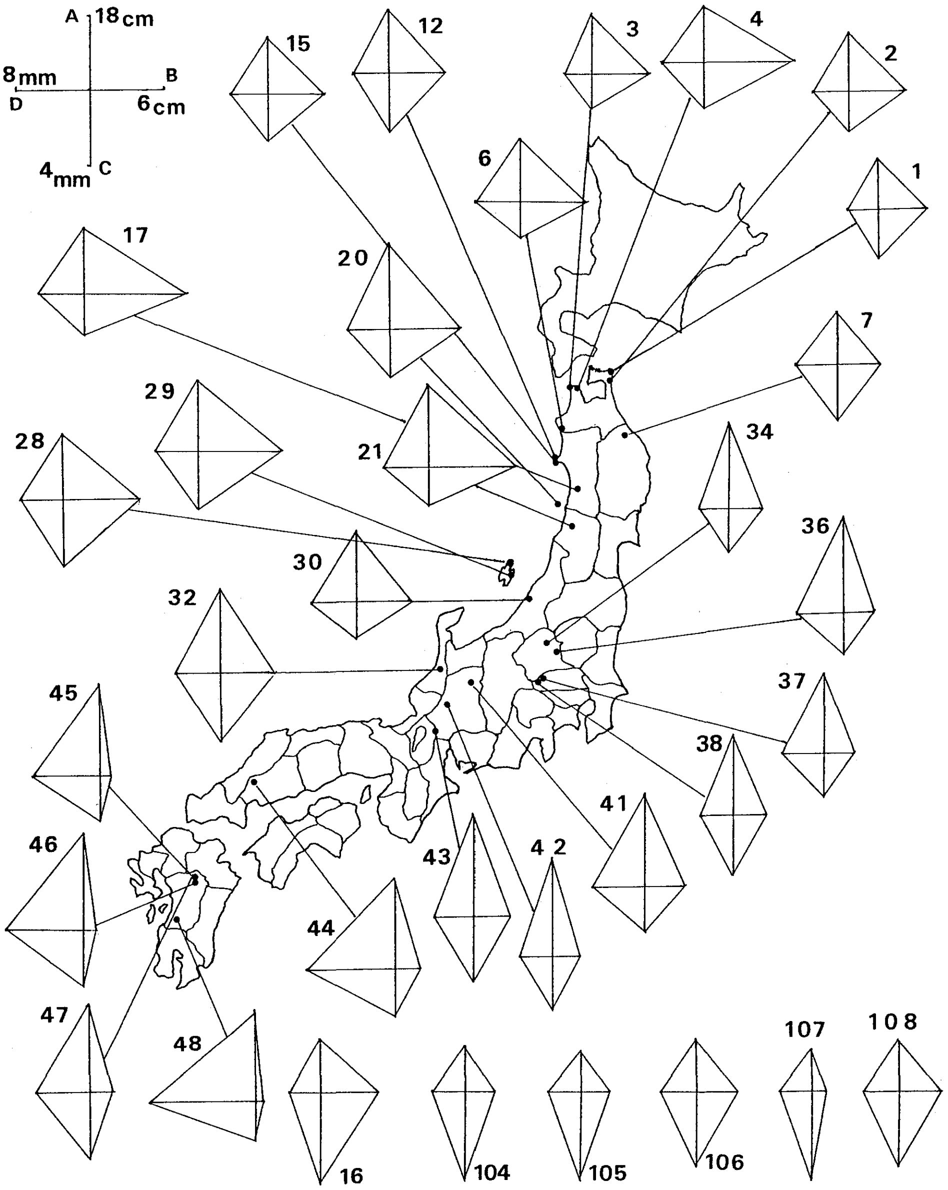


Fig. 12. Polygraphs of morphological variations in *Veratrum maackii* from Japan. Locality numbers correspond to those appearing in Table 1. No. 104. Hakusan (ISHIKAWA). No. 105. Tateyama (TOYAMA). No. 106. Sumondake (NIIGATA). No. 107. Shibutsudake (GUNMA). No. 108. Iidesan (YAMAGATA). A: Leaf length. B: Leaf width. C: Bracteole length. D: Peduncle length.

つの個体の変異が大きいため各ハーバリウムの標本に付けられた同定結果は混乱していることが多いが，集団として見た場合は環境系列によく従っていると言える．

(2) 分類

Loesner (1927–1928) が世界の *Veratrum* を整理した後，中井猛之進は1937年に満鮮の薬用植物藜蘆類と日本産シュロソウ属植物について詳細な論

文を書き分類の大綱を作った．その際我国のFuscoveratrumを6種14種内分類群に分けた．戦後はこれら細分化されたものをまとめる方向で研究が進み，清水（1960）と北村ら（1964）は1-2種5-6種内分類群に，原（1984）は1種8種内分類群に整理した．しかし，現在でも各分類群の混生や相互に中間的な個体の存在など，分類群間の不連続性がはっきりしないという問題点が指摘されている．既に発表されている学名は多数有り，すべてのタイプ標本を見ることやその検討は大変に困難である．この報告では生育地における個体群の変異の幅を観察することにより，自然の中で種の姿を探り出そうと試みた．

我が国のFuscoveratrumの分類について清水（1960）は形質の格付けを①花被と苞②花色③花梗と考え，*V. longebracteatum* を種として認め，*V. maackii* とは別種とした．しかし，高地のグリーン花系群の分布域はほぼ低地のグリーン花系の範囲内に収まること，少なくとも東北地方亜高山産の花序の苞の長さに独立性は認めにくいこと，花被が斜開することについてはその傾向が強いという程度に留まることなどから *V. longebracteatum* の分類群としての独立性は弱いと考える．その一方で花梗につく小苞は他の分類群に比して長く，多くの場合花梗を超えること，花被内の紫色の混じり方に強い特徴があること，東北地方では高地と低地で生育域が二分されること，東北の亜高山帯に常在的であることなどから，一定のまとまりをもった分類群と考えることができる．一方，北村ら（1964）はすべてを *V. nigrum* ssp. *maackii* に含め，①花梗と葉の幅②花色③垂直分布による格付けを行った．この場合 *V. maackii* が *V. nigrum* の亜種であるかどうかが問題となる．*V. nigrum* について北村・村田（1966）は「ヨーロッパの *V. nigrum* は染色体の少ない東亜のものから染色体の多くなる方へ分化したもの」との考えを述べている．*V. nigrum* は東亜では広い分布をしており，中国中南部では一部 *V. maackii* の分布と重なっている．しかし，ヨーロッパでの分布域は極めて限定され，Hegi（1939）によれば南ヨーロッパ黒海沿岸草原地帯産の植物区系とよく一致するとされている．これら *V. nigrum* の生育地における変異の有り様はよく分かっていない．しかし，*V. nigrum* と *V. maackii* の比較には，草丈・葉の大きさや幅・花序の密花の状態・茎や花序の枝の太さ・花序の毛の状態・花色の濃さなどの精密な分析が必要と考えられる．青森県竜飛岬・高野崎・蓬田村などに生育する *Veratrum* も大型・密花で概形は大変よく似ている．また，北村・村田（1966）は *V. nigrum* の染色体数を2n=64と記しているが最近の研究によれば2n=16とされ *V. maackii* と同一である（Tutin et al. 1991, Malyschev and Pschkova 1987）．しかし北海道及びその北方の状況がはっきりしないので，*V. nigrum* の生態の観察をしない間は，国内産のFuscoveratrumはとりあえず *V. maackii* の変異の範囲内として取り扱ってゆくべきものだと考えている．

さて第3の考え方として永年の研究から原（1984）は葉の幅・花梗と小苞の長さ・花序の疎密などを第一とし *V. maackii* を並立的に4変種とし，次いで花色の違いによって4品種を置いた．しかし，葉などの形質と花色を上下関係で扱う方法は，グリーン花系群が東北地方を中心として大きな集団を作り，他には痕跡的であることを考えると地史的な分布変動の中で遺伝子の一定のプールがあったものと推定され，他の形質と同様の配分パターンになっていないとしてもそれなりの意味を持つものと考えられる．タカネアオヤギソウとタカネシュロソウを除いた場合，葉の幅や花梗の長さに注目して3変種に分けることは分布上からは重複しながら3分割し，その中に花色の差を認めるという方法である．しかし，花色は明白なパープル系とグリーン系の他に様々な程度に混色された中間的な個体も珍しくなく，中にはそのような混色個体がきわめて多い個体群も存在する．東北中南部のグリーン系の中心部から見ると，佐渡久知川・男鹿北磯・青森葦毛崎・日光霧降高原などはグリーン系の分布範囲の境界域と考えることができ，花色は各個体で固定的であることを考慮すると，この広い地域のグリーン系を一つの分類的なまとまりと考えるほうが自然である．さらにこの完全グリーン花がわずかながら北海道南部や九州阿蘇外輪に見つかることは，このグリーン

系の遺伝子はいったん全国的に拡大した後に収束し，東北中南部を中心に残存し，他では痕跡的に残ったとする方が考えやすい．

以上から総合的に判断すると，我が国の *Veratrum maackii* の中で暗紫褐色花の北方型は葉の幅が広く，長さと幅の比は近似しており，花梗は短い．他方，南方型では葉幅が狭くなり，葉長は大となり，花梗は時に著しく長くなる．前者をオオシュロソウ，後者をホソバシュロソウと呼ぶことは従来のとおりで，その中間とされたシュロソウは葉幅を重視し関東平野より南のものを一括してホソバシュロソウに含めたい．その結果オオシュロソウは日本海要素となるが，その確定には詳細な地域個体群の解析が必要となろう．これら2分類群を隔てる形で黄緑色花系の分類群が東北中南部から関東北陸にかけて分布している．これらグリーン系のものをアオヤギソウとし，痕跡的に生ずるホソバシュロソウ個体群内のグリーン個体も他の形質に係わらず同様にアオヤギソウの和名で呼ぶこととする．タカネアオヤギソウは小苞が長いことを第一の形質とし，東北地方を中心に考え中部山岳のグリーン系も含めることとする．タカネシュロソウについては中部・関東の高山のごく狭い範囲に収まるものと思われるが，その際に垂直分布上の分断の有無が問題となろう．それを特定する地域的な研究が進んでいない現在はホソバシュロソウのなかに含めておきたい．この結果，国内の Fuscoveratrum はオオシュロソウ・ホソバシュロソウ・アオヤギソウ・タカネアオヤギソウの四つの変種に分けられることとなる．これらのアイソザイムパターン分析も進めているが (川野辺 1985, 1993, 川野辺・宮腰 1986)，そのまとめは他日を期したい．

東北地方においては貧養な環境を中心にこの種の分布範囲は広く，やや連続的である．しかし，西南日本ではもっと部分的である．その第一の理由は気温が高く適地がより高地に移り，面積的に小さくなること，第二にそのような気温域に草地が少ないこと，第三に暖温帯の下方には照葉樹林があり，そこが光環境として適さない事によるものであろう．西南日本におけるこの植物の山地草原や石灰岩地への残存的な分布がこのような推定を支持しているように思える．東北地方で言えば地史的に古い時代に寒冷・乾燥な環境に適応する形でひろがり，その後ブナ帯の進出により垂直的に二つに分離し，低地では海岸草地への残存と林内への進出が起こったというスペキュレーションが成立する．それらについて，より詳しい調査を特に西南日本で続けてゆくとともに，花粉や染色体などのミクロな面での分析を進め，種分化の状況を明らかにして行きたいと考えている．

摘　要

1. 我が国における *Veratrum maackii* の分布を調査し，生育地ごとの個体群の形態的特徴を明らかにした．
2. 葉形は南北にクラインをなし，北緯36–37度付近で2型に分けられることおよび小苞の長さが垂直分布の上から分類形質として有効であることが確かめられた．
3. 花色については東北地方中南部を中心に広い地域に暗紫褐色花個体が存在しないこと及びその周辺部で中間的な花色の個体群の存在することを述べた．
4. 個体における完全花粉の比率は10%ほどから100%近くまで変化し，個体群の花粉稔性の変化が大きいことを述べた．
5. 国内の *Veratrum maackii* の暗紫褐色花系を水平分布の上から二つに，黄緑色花系を垂直分布の上から二つに，あわせて四つの変種に分けることを提案した．

標本の閲覧を許可された下記の標本庫のキューレーターに感謝申し上げます．北海道大学農学部・岩手大学教育学部生物学教室・秋田県立博物館・山形県立博物館・東北大学理学部生物学教室・東北大学理学部付属植物園・新潟大学理学部生物学教室・新潟市植物資料室・金沢大学理学部生物学教室・富山市科学文化センター・東京大学総合研究資料館・国立科学博物館・神奈川県立博物館・岐阜県博物館．

また標本の恵与・貸与，現地案内などに便宜を図ってくださった次の方々にも心から感謝いたします．原子一男（青森），小田義治・高野祐晃

（岩手），宮腰玎朔・川村俊春・越前谷康（秋田），上野雄規・佐々木豊・庄子邦光（宮城），加藤信英・高橋信弥・吉野智雄（山形），湯沢陽一・斎藤 慧（福島），安 昌美（茨城），野口達也（栃木），岩田豊太郎（埼玉），勝山輝男（神奈川），池上義信・伊藤邦男・瀬沼賢一（新潟），里見信生（石川），中込司郎（山梨），長瀬秀雄（岐阜），関 太郎（広島），佐藤千芳（熊本）．

最後になりましたが，英文について懇切なご指導をいただきました，秋田大学名誉教授山本穆彦先生に厚く御礼申し上げます．

引用文献

Czerepanov S. K. 1981. Plantae Vasculares URSS. pp. 294. Nauka, Leningrad.

原 寛 1984. 東亜植物註解（15）. 植物研究雑誌 **59**: 225-231.

Hegi G. 1939. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. **2**: 241-244. Rev. ed. C. Hanser, München.

Huxley A. 1986. Mountain flowers of Europe. pp. 129, 171-172. New York.

蒋 尤泉 1985. 内蒙古植物誌 p. **5**: 162-167. 内蒙古人民出版社，呼和浩特.

川野辺英昭 1984. シュロソウの色素について. 秋田大学教育学部研究紀要 **34**: 131-137.

―― 1985. シュロソウ・アオヤギソウ集団における花色及びペルオキシダーゼ・アイソザイムの変異について. 秋田大学教育学部研究紀要 **35**: 117-122.

―― 1993. *Veratrum* 属におけるアイソザイム遺伝子座の推定. 秋田大学教育学部研究紀要 **44**: 97-102.

――，宮腰玎朔 1986. シュロソウ属におけるアイソザイムの変異について. 秋田大学教育学部研究紀要 **36**: 161-167.

北村四郎，村田 源，小山鐵夫 1964. 原色日本植物図鑑 下 pp. 148-150. 保育社，大阪.

――，―― 1966. 原色日本植物図鑑草本編 （単子葉類）に発表した新名及び新見解. 植物分類地理 **22**: 71-72.

Loesner O. 1926. Stüdien über die Gattung *Veratrum* und ihre Verbreitung. Verh. Bot. Vereins. Prov. Brandenburg **68**: 105-166.

―― 1927-1928. Übersicht über die Arten der Gattung *Veratrum*. Fedde's Repert. Spec. Nov. Reg. Veg. **24**: 61-72, **25**: 1-10.

Malyschev L. I. and Reschkova G. A. (ed.) 1987. Flora Sibiriae: Araceae-Orchidaceae. pp. 47-48, 172-174, 246. Nauka, Novosibirsk.

Matsuura H. and Sato T. 1935. Contributions to the Idiogram Study in Phanerogamous Plants 1. Journ. Fac. Sci., Hokkaido. Imp. Univ. Ser. 5, **5** (1): 60, pl. 12.

中井猛之進 1937a. 満鮮の薬用植物藜蘆類. 大陸科学院研究報告 1 (9): 325-344. 11pls.

―― 1937b. 日本産シュロソウ属植物. 植物研究雑誌 **13**: 631-645, 701-713.

佐竹義輔ほか 1982. 日本の野生植物 **I**: 28-29, pl. 20. 平凡社，東京.

Sato D. 1942. Karyotype alternation and phylogeny in Liliaceae and allied families. J. Jpn. Bot. **12**: 77, fig. 59.

清水建美 1960. 熊本県南部における石灰岩地帯の植物 2. 植物分類地理. **18**: 164-168.

―― 1983. 原色新日本高山植物図鑑 **II**: 135-139. 保育社，大阪.

田口ますみ 1994. シュロソウ属植物の細胞学的研究－オオシュロソウ・ホソバシュロソウの核型. 秋田大学科学教育研究室研究生 研究報告書.

高田 順 1975. エジョロ「菅江真澄と秋田の風土」pp. 26-34. 秋田県立博物館，秋田.

―― 1977. 男鹿半島におけるシュロソウ・アオヤギソウとその生態. 秋田県立博物館研究報告 **2**: 13-19.

Takeda H. 1910. Noturae ad Plantas Novas. Bot. Mag. Tokyo **24**: 110-111.

Tei Daigen 1957. Korean Flora **2**: 957-959.

吉 占和 1980. 中国植物誌. **14**: 19-31. 科学出版社，北京.

徳本尚史 1940. シュロソウ属における倍数性と二次接合. 植物及び動物 **8** (7): 63-69.

Tutin T. G. et al. (ed.) 1991. Flora Europaea **5**: 16-17. Univ. Press, Cambridge.

上野雄規 1991. 北本州産高等植物チェックリスト 365 pp. 東北植物研究会，白石.

山中二男 1969. 四国における二三植物の変異と分布. 植物分類地理. **24**: 52-54.

―― 1987. *Veratrum maackioides* Loesn. f. の lectotype の採集地. 植物研究雑誌 **62**: 26-28.

Zimmermann J. H. 1961. Claasical botanical taxonomy of the Veratreae. Lloydia **24**: 7-22.